第11卷 第3期 昆虫学报 Vol. 11, No. 3
1962年9月 ACTA ENTOMOLOGICA SINICA Sept., 1962

东亞飞蝗生殖的研究:抱持动作在生理上的效应

罗祖玉 郭郛
(复旦大学生物系) (中国科学院动物研究所)

摘要 本試驗系将五龄雄蝗蝻的外生殖器器官芽摘除,經手术后雄蝻照常羽化,性成熟后,并能抱持雌蝗,但缺少交配动作。正常雌蝗經去外生殖器的雄蝗抱持后,其产卵前期縮短(与孤雌生殖的比較);卵的孵化率也比孤雌生殖的高,但不及正常交配的那样。孵出后代全是雌性,产卵量也不低。去外生殖器的雄蝗寿命較长。由試驗結果認为仅有雄蝗的抱持动作,借雄蝗的机械刺激或化学刺激,就足以致使雌蝗內分泌中心活化,因此产出激素来促进卵巢发育,正常产卵。

一、前言

昆虫交配包括交配动作及授精等几个主要方面。作者之一曾經进行过东亚飞蝗的去势試驗,証明沒有授精作用而仅有交配动作,并不影响卵巢成熟(郭郛, 1959)。这說明雌雄交配动作是刺激卵巢成熟的主要因子之一。雄蝗去势后,不影响雄蝗成熟与交配行为。正常雌蝗与去势雄蝗交配后,其卵巢发育成熟时間同正常交配的接近。在其他种类昆虫去势后对两性交配皆无影响,前人已有許多报告(Wigglesworth, 1953)。

Norris(1954)曾对沙蝗进行一些試驗,她用胶带粘住雄蝗腹部,以阻止雄蝗弯腹动作,使其不得与雌蝗交配,而仅有抱持动作,結果雌蝗产卵情况与正常的相同。

本試驗企图通过摘除东亚飞蝗雄性蝗蝻的外生殖器芽体,以消除雄蝗之交配动作及授精作用,观察雌蝗卵巢发育等情况,以探討抱持动作在生理上的效应。这項工作系在1958年中进行。

本文承欽俊德先生閱讀、修改文稿,謹致謝意。

二、材料与方法

东亚飞蝗系在室內用玻璃圓缸飼养,缸的大小分为10×12厘米及18×26厘米两种;飼料以小麦为主,玻缸放在有40瓦电灯泡的养虫籠中,温度不超过35℃,不低于25℃。

在五龄蝗蝻期,进行雄性外生殖器芽的摘除手术。先将蝗蝻放在乙醚麻醉器內,約十分鈡。用0.1% $HgCl_2$溶液拭擦腹板进行消毒,用剪刀剪开第8—9节,然后用鑷子取出外生殖器官芽或将性附腺一齐取出,伤口用石蜡封好。将手术后的雄蝗小心飼养。所用解剖器具必須事先充分消毒。

待蝗蝻羽化后,检查每一个手术后的雄蝗,然后将手术完善的雄蝗与正常雌蝗配对飼养。以正常交配的飞蝗与孤雌生殖的雌蝗作为对照。

本文于1962年2月9日收到。

三、实驗結果

1. 雄性外生殖器芽发育状況的观察

正常雄性成虫的外生殖器包括阳茎及阳基背片两部分。阳茎又分为腹阳茎瓣及背阳茎瓣,阳基背片包括两对鉤状突起,一横行条以及一对椭圓形骨片。羽化初期,这些部分虽已形成,但尙未完全硬化,以后則逐漸轉硬,待完全硬化性成熟后,即可与性成熟之雌蝗进行交配。

五龄雄蝗的外生殖器組織柔軟尙未硬化,呈器官芽状态,不显露于体外,这一点与成虫不同。它位于消化道的腹面,亚生殖板的背面,柔軟而呈白色,可区分为腹阳茎瓣及背阳茎瓣两部分。

我們曾解剖五龄第一天到第五天的雄性蝗蝻,每天取样10头,并測定外生殖器芽的大小,其結果如下:

表1 五龄雄蝗外生殖器芽大小的比較(厘米)

发育天数	最长(平均值)	最寬(平均值)	备注
五龄第1天	0.29	0.19	包括性附腺的长寬度
五龄第2天	0.37	0.21	
五龄第3天	0.38	0.24	
五龄第4天	0.47	0.25	
五龄第5天	0.53	0.27	
羽化后第1天	0.57	0.36	不包括性附腺

2. 雄蝗摘去外生殖器芽后与正常雌蝗交配的效应

五龄雄性蝗蝻在摘除外生殖器芽后,仍能正常羽化,其羽化率达80%以上。将羽化的經过手术的雄蝗与正常同年龄雌蝗配对,并以正常交配飞蝗及孤雌生殖的作为对照,比較它們的交配前期、产卵前期、产卵量、孵化率、孵出幼蝻性比、产卵間隔以及寿命长短等等。

1) 交配前期与产卵前期的比較 从羽化到交配活动出現是交配前期;交配活动的出現即表示蝗虫已达性成熟期。因而利用交配前期即可測知蝗虫性成熟与否。我們比較了31头手术后雄蝗与正常雌蝗交配、以及10对正常雌蝗与正常雄蝗的交配前期,結果列表如下:

表2 飛蝗在不同情况下交配前期的比較

羽化后天数	5—10天	11—15天	16—20天	21—25天
手术♂×正常♀	48%	45%	3%	3%
正常♀×正常♂	40%	10%	50%	0

由上表可見,与手术后雄蝗交配的雌蝗,其交配前期与正常交配的雌蝗相比,并无显著差异。

从羽化到产卵所經过的时間称为产卵前期。这一时期的长短，即表示腹內卵粒发育完成速度的快慢。我們比較了 10 头正常交配雌蝗，与 26 头去外生殖器后雄蝗交配的雌蝗，8 头孤雌生殖的雌蝗三者的产卵前期。

表 3　雌蝗在不同交配情况下產卵前期的比較

羽化后天数	10—15天	16—20天	21—25天	26—30天	31—35天	36—40天	41—50天	51—60天
手术♂×正常♀	19.0%	42%	34%	19.0%	3%	0	0	0
正常♂×正常♀	10%	40%	10%	40%	—	0	0	0
孤雌生殖的♀蝗	12%	0	0	12%	25%	0	46%	12%

由此可知，与受手术雄蝗抱持之雌蝗，其产卵前期与正常的相近，而远較孤雌生殖的为短。前两者的平均值各为 20.55 天及 22.4 天。而孤雌生殖的则长达 37.7 天。可見仅有雌雄抱持动作亦能促进卵巢以正常的速度成熟。

2）产卵数量、孵化率、孵化幼蝻性比的比較　产卵数量是指飞蝗一生所产卵块数与卵粒数。飞蝗产卵块数与卵粒数是决定下一代飞蝗发生数量的重要因子之一。由于它受溫度、食料等环境因素的影响，个体之間常有差异。在这方面，作者之一已作过一些观察（郭郛，1956）。本試驗比較了与受手术雄蝗交配的雌蝗，正常雌蝗及孤雌生殖的雌蝗的产卵数量。

在了解东亚飞蝗产卵数量的同时，测定蝗卵孵化率与孵出幼蝻性比在估計东亚飞蝗生殖力方面具有重大意义。1925 年张景欧等在南京观察东亚飞蝗孵化率是 95.4%；1954 年作者之一在微山湖观察东亚飞蝗孵化率是 96.3%，孤雌生殖雌蝗是 0.3%。本文比較了三种不同交尾情况的雌蝗室內产卵孵化率及室內孵化幼蝻的雌雄比例，茲将其結果列表如下：

表 4　飛蝗在不同交配情况下產卵量，卵孵化率及幼蝻性比

飼养情况	交配情况	对数	每♀平均产卵块数	每♀平均产卵粒数	平均每块卵粒数	孵出蝻总数	平均孵化率 %	性比 ♀ : ♂
单独飼养	手术♂×正常♀	27	7.9	331	41.6	1306	19.2	1:0
	正常♀×正常♂	9	7.9	390	50.5	2076	63.0	1:1.04
	孤雌生殖♀	8(个)	8.9	309	33.7	203	8.5	1:0
合羣飼养	手术♂×正常♀	5	7	249	35.6	214	26.4	1:0
	正常♀×正常♂	10	5.5	251	45.9	2971	76.4	1:1.17
	孤雌生殖♀	10(个)	6.7	248	37.6	307	11.7	1:0

从結果看来，仅仅雌雄两性蝗虫的抱持动作固然可以促进卵巢照常成熟，并且可以提高子代之孵化率（同孤雌产卵后孵化的相比），但不及正常交尾的蝗卵孵化率来得高，但其中个别卵块孵化率最高达 90.7%，同正常的非常相近。在产卵数量方面較正常的略低。

至于在野外正常情况下孵化蝗蝻之性比，据作者之一（1956）报导，雄蝗較多于雌蝗；本試驗的結果亦相近。与受手术雄蝗交配的雌蝗及孤雌生殖的雌蝗，其后代均未发现雄性，这是由于卵未受精之故。

3）产卵間隔的比較　产卵間隔是用产生前一块卵与后一块卵之間相距天数来表示的，由此可表明卵巢內蝗卵相継发育成熟的速度。

我們比較了与去外生殖器雄蝗交配的雌蝗，正常交配的雌蝗及孤雌生殖的雌蝗三者的产卵間隔，其結果如下：

表 5　在不同交配情况下雌蝗的產卵間隔

交配情况	蝗虫对数	最长天数	最短天数	平均天数
手术♂×正常♀	20	13	3	6.2
正常♂×正常♀	5	13	2	5.4
孤雌生殖	8(个)	14	2	5.4

由表 5 可見，与受手术雄蝗交配雌蝗的产卵間隔平均值为 6.2 天，正常交配的雌蝗为 5.4天，孤雌生殖的雌蝗为 5.4 天；可見三者之产卵間隔并无显著差异。

4）寿命比較　本試驗比較了正常雄蝗与受手术雄蝗的寿命长短，以确定手术是否影响雄蝗寿命，結果如下：

表 6　雄蝗寿命長短的比較

类别	試驗虫数	寿命(天)和蝗虫各占头数							
		26—30	31—40	41—50	51—60	61—70	71—80	81—90	91—100
受手术雄蝗	31	3	6	2	3	2	5	5	5
正常雄蝗	10	0	3	2	2	1	1	1	0

由表可知，摘除外生殖器芽的雄蝗寿命并不短于正常雄蝗，故手术对寿命无影响。

我們还比較了与受手术雄蝗交配的雌蝗，正常交配的雌蝗以及孤雌生殖的雌蝗的寿命长短，結果如下：

表 7　不同交配情况下雌蝗寿命長短的比較

类别	試驗虫数	寿命(天)和蝗虫各占头数								
		20—30	31—40	41—50	51—60	61—70	71—80	81—90	91—100	101—110
手术♂×正常♀	31	1	6	5	7	1	6	0	4	1
正常♂×正常♀	10	0	2	2	1	2	1	1	1	0
孤雌生殖♀蝗	10	0	0	1	1	1	1	2	2	2

可见，前二者之寿命一般在 30—80 天之間，很少有 80 天以上的；孤雌的寿命有半数以上在 80—110 天之間，这点与后者代謝速度緩慢有关。

四、討　論

昆虫交配包括交配动作及受精二方面，前人的工作証明，仅交配无授精也可以促进卵巢成熟。他們用去势来消除了授精作用，但仍保留外生殖器的机械刺激，結果仍可促进卵巢成熟。本試驗摘除雄性外生殖器芽，这样消除了授精和外生殖器的机械刺激，从而可观察交配时其他的接触作用在生殖上的生理效应。

本試驗証明，受无外生殖器雄蝗抱持的雌蝗，其产卵前期远較孤雌生殖的雌蝗为短，而与正常交配的相接近。在試驗中所用的 31 个雌蝗，其产卵前期之平均值为 20.55 天，

正常交配的为 22.4 天，孤雌生殖的则长达 37.7 天。由此可見飞蝗在交配时的接触作用能促进卵巢的发育。为什么仅仅已經性成熟雌雄飞蝗的相互接触，雄蝗就能够促进雌蝗卵巢发育？我們設想雄蝗抱持雌蝗，一方面可能給雌蝗一种特別的机械刺激，另一方面可能雄蝗身体产生一些特殊的化学物质，經感受器官传递入雌蝗体內，两者促进雌蝗卵巢照常发育成熟，这方面还待进一步加以探索。我們以前的工作已証明，飞蝗卵巢的成熟是咽側体控制的，而咽側体活动可能受到脑的調节。因此我們認为上述的变化的途径可能是：

交配时接触的机械及化学刺激——>感受器——>向心神經——>脑——>咽側体——>卵巢

最近 Loher (1960) 証明沙蝗老熟雄蝗借外激素的作用，能促进年幼的雄蝗成虫加快成熟。老熟雄蝗体壁能分泌出一种揮发性物质；經过触角与身体表面接触而传递到年幼的雄成虫，促进后者提早成熟。但对雌蝗有何影响，尙无报导。而我們实驗証明，雄蝗与雌蝗接触就能促进雌蝗卵巢发育。

受去外生殖器的雄蝗抱持的雌蝗所产卵粒的孵化率高于孤雌生殖，而低于正常交配的；但其中个別卵块孵化率竟高达 90.7%，这是值得注意的。为什么它們的孵化率介于正常交配的与孤雌生殖之間呢？我們推測可能是：1. 抱持动作中的机械及化学刺激活化了內分泌系統，因而促进了卵巢成熟。但这种机械及化学刺激所引起的活化作用尙不及正常交尾的大，因而向卵巢輸送的营养物质份量亦較少；卵无受精作用，致使其孵化率低于正常交尾的。2. 受去外生殖器雄蝗抱持之雌蝗所产的卵，其內部将来形成胚胎的物质的积聚和受活化的程度超过孤雌生殖的，但尙不及正常的，故孵化率亦不及正常的卵高。在試驗中，我們看到，受无外生殖器雄蝗抱持的雌蝗所产蝗卵，有的虽胚胎发育已完成，但往往未能出土，这表明可能这种蝗卵的生活力不強。

五、結　　論

1. 五龄雄蝗的外生殖器呈肉质状，包在最后一节腹板內，外形未完全分化，亦未骨化，仍保留器官芽状态。摘去五龄雄蝗外生殖器芽以后，其羽化、性行为、寿命等不受影响。

2. 雌蝗受无外生殖器雄蝗的抱持后，产卵前期与正常交配的相同，較孤雌生殖的产卵前期大为縮短，足証雄蝗抱持的机械及化学刺激即可促进卵巢发育。

3. 正常交配的雌蝗，受无外生殖器雄蝗抱持过的雌蝗，孤雌生殖的雌蝗，三者产出的卵块数、卵粒数及产卵間隔均无明显差异。

4. 室內孤雌生殖雌蝗卵的孵化率平均为 8.5%，受去外生殖器雄蝗抱持过的雌蝗产生的卵的平均孵化率提高到 19.2%，但比室內正常交尾的卵平均孵化率 63% 为低。

5. 受无外生殖器雄蝗抱持过的雌蝗和孤雌生殖的雌蝗所产卵孵出的后代均为雌蝗，而正常交配的蝗虫后代性比接近 1:1。

参　考　文　献

张景欧等：1925. 飞蝗之研究。农学 **2** (6)：1—72。
郭　郛：1956. 东亚飞蝗的生殖。昆虫学报 **6** (2)：145—168。
郭　郛：1959. 东亚飞蝗生殖的研究：去势和交尾在生理上的效应。昆虫学报 **9** (5)：464—478。
Hamilton, A. G.: 1955. Parthenogesesis in the desert locust (*Schistocerca gregaria* Forskal) and its possible effect on the maintenance of the species. *Proc. Roy. Ent. Soc. London* A, **30**:103—114.

Loher, W.: 1960. The chemical acceleration of the maturation process and its hormonal control in the male of the desert locust. *Proc. Roy. Soc.* B. **153**:380—397.

Norris, M. J.: 1954. Sexual maturation in the desert locust (*Schistocerca gregaria* Forskal) with special reference to the effect of grouping. *Anti-Locust Bull.* No. **18**:1—44.

Uvarov, B. P.: 1948. Recent advances in acridology. Anatomy and Physiology of Acrididae. *Trans. Roy. Ent. Soc. London.* **99**:1—75.

Wigglesworth, V. B.: 1953. The Principles of insect physiology. Methuen, London.

STUDIES ON THE REPRODUCTION OF THE ORIENTAL MIGRATORY LOCUST: THE PHYSIOLOGICAL EFFECT OF THE PAIRING ACTION

LEO TSU-YÜ (*Futan University*)

QUO FU (*Institute of Zoology, Academia Sinica*)

Some observations were made on the egg maturation in the normal female locusts when paired with males deprived of external copulatory organs. The imaginal discs of the male copulatory organs of the nymphs in the 5th instar were extirpated. The male insects thus operated could emerge into adults and their sexual behaviour is not affected by this operation. Normal female and operated male adults were then brought together, either by rearing them in groups of equal numbers of both sexes, or in seperated pairs. The operated male adults still showed copulatory activity by mounting on the backs of the females but failed to carry out actual copulation. The reproduction activities of the normal pairs, the pairs with operated males, and the parthenogenetic females were compared in several respects, including the durations of the pre-copulation and pre-oviposition periods, the total numbers of eggs, and of egg-pods laid, the percentage of hatching of the eggs, the sex ratios of the following generation, etc. The duration of the pre-oviposition period and the total numbers of egg-pods and eggs of the females paired with the operated males were very similar to those of the females copulated with normal males, but differ remarkably from those of the parthenogenetic females. The percentage of hatching of the eggs from the females mated with normal males, females mated with operated males, and parthenogenetic females in this experiment were 63, 19.2, and 8.5% respectively, and the unfertilized eggs gave rise solely to female individuals. From these experimental data, we concluded that the mere pairing action of the male would accelerate egg maturation in the females and raise the hatchability of the parthenogenetic eggs. It is thought that the mechanical and chemical stimuli of the pairing action from the males, received by the sensory receptors of the female locust, would act on the brain and the endocrine system, and finally affect the process of egg maturation and egg-laying.